

University of Groningen

## Individual fitness correlates in the black-tailed godwit

Schröder, Julia

**IMPORTANT NOTE:** You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.

*Document Version*

Publisher's PDF, also known as Version of record

*Publication date:*

2010

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

*Citation for published version (APA):*

Schröder, J. (2010). *Individual fitness correlates in the black-tailed godwit*. [Thesis fully internal (DIV), University of Groningen]. [s.n.].

### Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

The publication may also be distributed here under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license. More information can be found on the University of Groningen website: <https://www.rug.nl/library/open-access/self-archiving-pure/taverne-amendment>.

### Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.

# Summaries

---

## Fryske Gearfetting – Frisian summary

YN DIT WURK sykje en besprekke wy fitnesskorrelaasjes yn de skries (*Limosa l. limosa*). Myn kollega's en ik bestudearje patroanen dy't ynteressant wêze kinne foar de measte yntegrative evolusjonêre ekologen. Wy bediskusjearje korrelaasjes en harren suggestive krêft fan hoe't seleksje útwurkje kin en ek útwurkje kinnen hie op de skries. De wrâld dêr't wy yn libje, feroaret oan ien tried wei, yn ús tiid flugger as ea. It gefolch dêrfan is dat natuerlike fermiddens om yn te libjen yn minder as inkelde tsientallen jierren yngripend feroarje kinne. Minsken hawwe hast alle ekologyske sônes en typen fan habitat dêr't oare soarten yn libje beynfloede en feroare. Der binne frijwat soarten dy't har der op talein hawwe om te libjen yn in lânskip dat troch minsken makke is en om dêr ek foar in neiteam te soargjen. In lyts part fan dy soarten bestiet út de greidefûgels, mei ûnder har de skries. Feroaringen fan in lânskip kinne ferskillen feroarsaakje yn seleksjedruk. Foar de skries jildt dat sawol de bried- as de net-briedomkriten de lêste twa ieuwen bot feroare binne.

Yn Nederlân briede skriezen fan âlds yn sompen en feangebieten. Yn de earste helte fan de foarige ieu hawwe in protte fan dy gebieten in agraryske bestimming krigen. Skriezen pasten, lykas oare greidefûgels, harsels oan en begûnen te brieden op kultivearre lân. Yn earste opslach wie dat foardielich en in sterke populaasjegroei foarme it begjin fan 'de gouden ieu' fan de greidefûgels – fûgels dy't greidelân brûkten dat troch minsken makke wie. Greidefûgels wienen al gau populêr by boeren, natuerleafhawwers en fûgelders. Se hearden foargoed ta de Nederlânske greidegebieten. De skries waard, as 'kening fan de greidefûgels', it populêrst. Om 1960 hinne koenen jo de skries foaral yn greidelân fine en hast net mear yn sompen en feangebieten.

Nei de útfining fan de keunstdong begûn in twadde feroaring fan it lânskip. Yntinsivearring fan de lânbou, benammen yn de foarm fan wetterdrainazje, hege stikstofjeften en nije, fluch groeiende plantesoarten, hawwe it mooglik makke om mear as ien kear yn it jier te rispen, mei in hieltiten hegere opbringst. Dat hat earder meanen mooglik makke op it no yntinsyf behearde agrarysk greidelân, dat boppedat in folle lytser ferskaat oan planten en ynsekten hie. Dy gong fan saken wie net geunstich foar greidefûgels: ferlies fan it lechsel troch it brûken fan masinen, net genôch fretten foar de pykjes, in taname fan predaasje troch te min dekking nei it meanen en habitatferlies yn it algemien hawwe in grutte ôfname fan it tal briedende greidefûgels feroarsake. Sûnt de ein fan de jierren santich is de populaasje oan skriezen mei 5% yn it jier ôfnommen en ek al is de skries as kening fan de greidefûgels noch altiten in like wolkomme gast, der is gjin reden om oan te nimmen dat dat proses fluch ophâlde sil.

De skries hat ek te meitsjen krigen mei in dramatyske feroaring bûten it briedgebiet, te witten op de plakken dêr't se yn de iere maitiid byinoar komme. Sûnt 1920 binne in soad oarspronklik wiete gebieten op it Ibearyske Skiereilân útdroege en tagelyk is earder droech lân omfoarme ta rysplantaazjes. Fan âlds kamen skriezen yn natuerlike swietwettergebieten byinoar, mar yn sterk kontrast dêrmei sykje se tsjintwurd-

dich, as se net fleane, meastentiids har fretten byinoar yn de foarm fan weigriemde of ferbarnde ryskerlen op grutte rysfjilden.

Gearfetsjend: skriezen hawwe in protte feroaringen yn har libbensgebieten meimakke. Dat jildt foar it hiele geografyske ferspriedingsgebiet. Dêrom is it ynteressant om fitnesskorrelaasjes te ûndersykjen en har ferbân mei feroarjende seleksjiedruk.

Yn **haadstik twa** beskriuwe wy it gedrach fan skriezen nei har oankomst oan de ein fan de winter yn de briedgebieten yn Nederlân. Wy litte sjen dat de fûgels weromkomme op har briedplak fan it ôfrûne jier en dat se foar in perioade fan inkelde dagen oant in pear wiken tichtby dy lokaasje bliuwe. Fûgels dy't letter wer op har âld nestplak briede, bliuwe dêr yn 'e regel inkelde wiken, oant de lisdatum, wylst fûgels dy't úteinlings op in oar plak begjinne te brieden, har stadichoan fierder fan it plak fan oankomst bejouwe. Sok gedrach suggerearret dat se in soarte fan in ferkenningsgedrach fertoane. Dat is in nij ynsjoch, want earder waard tocht dat de kar fan in (nij) nêstplak tastân kaam op grûn fan de ûnderfiningen dy't de skries it jiers dêrfoar op syn briedplak opdien hie. Us ûndersyk lit lykwols sjen dat it beslút om dochs earne oars te brieden, foarôfgongen troch it ferkennen fan oare lokaasjes, ek yn it nije jier nommen wurde kin. De resultaten litte ek sjen dat de territoaria betreklik koart nei de oankomst ynnommen wurde en dat de fûgels oant de lisdatum hiel faak yn de direkte omkriten fan it nêst tahâlde. Dat ynsjoch hat konsekwinssjes foar bygelyks de rol fan de eksakte romtlike parameters dy't de kwaliteit fan de habitat bepale. Ta beslút yntrodusearje wy de kearn fan ús ûndersyksgebiet, de Warkumerwaard.

Yn **boks B** litte wy sjen dat betiid lizzen in foardiel wêze kin foar skriezen, sels wannear't se briede yn in natuerreservaat mei in rezjym fan let meanen.

Yn **haadstik trije** is te lêzen dat it neidiel fan let brieden de lêste trije desennia tanommen is, nei alle gedachten troch de ynfloed fan de minske. Ferrassend genôch kinne wy gjin feroaring fan lisdatum fine. Hjoeddeistige skriezen ynvestearje lykwols mear as se 30 jier ferlyn dienen yn betide lechsels, benammen yn jierren mei in foarôfgeande waarme winter. Wy litte ek sjen dat it folume fan it aai, it gewicht fan de pyk en de timing fan it brieden de oerlibbingskânsen fan it pykje bepale en dus kritysk binne foar rekrutearingsrasjo's.

Yn **haadstik fjouwer** kwantifisearje wy seksueel dimorfisme fan it fearrekleed en lichemsôfmjittingen. Wy komme ta de konklúzje dat sommige eigenskippen fan it fearrekleed ûnder seksuele seleksje stean. Dêrneist herevaluearje wy molekulêre seksing metoaden en stelle in oplossing út foar in faak foarkommende molekulêre seksing flater. Wy yntrodusearje hjir foar it earst dat fariaasje op it CHD1-Z allel kofariearje kin mei fitnesskorrelaasjes yn de skries, wat suggerearret dat der in genetyske basis wêze kin foar ferskate fenotypes fan it fearrekleed.

Yn **haadstik fiif** brûke wy de hjirfoar definiearre skoares oangeande it fearrekleed en ûndersykje oft se korrelearre binne oan reproduktif súkses yn ús hjoeddeistige briedpopulaasje fan skriezen. Wy ha útfûn dat se yndied korrelearre binne, mar op in hiel ûnferwachte manier: bleke mantsjes binne better. Dat hat ús ta de hypoteze brocht dat bleke mantsje by seleksje yn it foardiel wêze moatte. En it docht ek werklik bliken dat bleke mantsjes fan it nominale ras yn de lêste 164 jier bleker wurden binne, wat

der ta bydroegen hat dat it seksuele dimorfisme ôfnommen is. Tsjintwurdich binne mantsjes dy't der útsjogge as wyfkes súksesfoller as kleurige mantsjes. Wy suggerearje dat it minder stride hoege om territoaria in ôfname fan seleksjedruk foar kleurige mantsjes feroarsake hat en dat minder fel kleurde mantsjes dêrtroch mooglik in foardiel krigen hawwe.

Yn **haadstik seis** dogge wy in soartgelikense analyze as yn haadstik fiif, mar no foar skriezen fan it Yslânske ûndersoarte, fan wa't de skiednis oars is. Yn dat soarte giet de populaasjegrutte op it stuit omheech en de kompetysje om nêstplakken op briedgebieten fan in hege kwaliteit is nei alle gedachten sterk. Hypotetysk sjoen soe dat in positive relaasje jaan moatte tusken de ornamintaasje fan it fearrekleed fan de mantsjes en it briedsúkses. Wy demonstrearje dat mear ornamintearre mantsjes yndied in pear foarmje mei wyfkes dy't mear ynvestearje yn reproduksje as by mantsjes mei minder ornamintaasje.

Yn **haadstik 7** litte wy sjen dat it in foardiel wêze kin foar skriezen om hiel ticht op inoar te brieden en wy spekulêrje oer de mooglikheid dat in fel kleurd fearrekleed skriezen behinderje kin om sa hiel deun byinoar te brieden.

Yn **haadstik 8** herhelje wy it ûndersyk fan haadstik fjouwer en teste in grutter part fan de populaasje foar kofariaasje fan de intron-fariaasje fan *CHD1-Z* mei fitnesskorrelaasjes. It docht bliken dat it fearrekleed fan skriezen yndied in genetyske basis hat. Wy demonstrearje dat dy marker allinnich oanwêzich is by skriezen mei in hege kwaliteit dy't briede yn gebieten mei ek in hege kwaliteit. Fierder is der bewiis foar populaasjestruktuer yn relaasje mei de kwaliteit fan it briedgebiet, omdat fûgels mei in genetyske marker dy't hege kwaliteit oanjout, allinnich mar fûn wurde yn briedgebieten mei in hege kwaliteit, mar nea der bûten. Wy fine ek dat it fêststelde polymorfisme gjin nije mutaasje is, omdat dy al oanwêzich wie yn in skries dy't dearekke yn 1929 en einige yn it Deensk nasjonaal natuerhistoarysk museum yn Kopenhagen.

Yn **boks C** beskriuwe wy de resultaten fan in ekspearimint op skriezen dy't ûnder de foarjierstrek fêsthâlden waarden. Skriezen dy't mei rys fuorre waarden, namen minder yn gewicht ta as skriezen dy't larven fan miggen foarset krigen, mar se ûntwikkelen mear kleur.

Yn **haadstik njoggen** besykje wy om ferskate foerazjear- en rêststrategyen bleat te lizzen. Wy keppelje isotoop-sinjatueren fan briedfearren dy't oanmakke binne op de rêstgebieten yn de maitiid, oan fitnesskorrelaasjes. Wy ha in relaasje fûn tusken de oankomst fan wyfkes yn it briedgebiet, it lichemsgewicht en de isotoop-sinjatuer, en ek fan aafolume en isotoop-sinjatuer, mar wy kinne gjin dúdlike útspraak dwaan oer de oanwêzigens fan in keppeling mei in bepaalde lokaasje, of in bepaald soarte fan iten, foaral net omdat de isotoop-sinjatueren fan ferskate itenssoarten fan ferskate lokaasjes net dúdlik út inoar te hâlden binne.

Yn **haadstik tien** besykje ik ús befiningen ta in gehiel te yntegrearjen. Ik presintearje foarriedige resultaten fan genetyske kofariaasje fan de ornamintaasje fan it fearrekleed, feroarsake troch melanine, mei microsatellyt-fariaasje yn in bepaald gen (*POMC*). Dat gen is ek keppele oan oare eigenskippen, lykas agressyf gedrach, taname fan lichemsgewicht en hormoankonsintraasjes. Ik spekulêrje derop dat dy keppeling

in ferklearing jaan kin foar de ôfname yn seksueel fearrekleed dimorfisme as de ornamintaasje fan it fearrekleed kofariearret mei it nivo fan agressiviteit fan de drager en syn fermogen om te brieden yn in gebiet mei in hege of lege tichtens. Dat soe ek in ferklearing wêze kinne foar de op it each tsjinstridige befiningen út boks C.

Wat de life history-eigenskippen oanbelanget, suggerearje ik dat skriezen har gedrage sa as de teory foarspelt foar langlibjende fûgels: se maksimalisearje har libbensfitness troch maksimalisaasje fan it oerlibjen as folwoeksene, en net troch de jierlikse reprodúktive produksje. Yn in min jier sille skriezen nei alle gedachten ôfsjen fan brieden en har reprodúksje útstelle oant in, better, takomstich jier. De hjoeddeistige, jierlikse fluktuaasjes binne lykwols direksjoneel en net stogastysk; it meanen krijt earder syn beslach en ek feroaringen fan it klimaat geane mar troch. Yn sa'n gefal kin de foarsichtige strategy min útpakke foar fûgels dy't in ynvestearring yn hjoeddeistige produksje ynruilje foar takomstige produksje, omdat dy bettere takomst miskien nea komt. Dat betsjut dat de reprodúksje net heech genôch is om de stjertesifers kompensearje te kinnen en dat soe in ferklearring wêze kinne foar de sterke efterútgong yn populaasje dy't de Nederlânske skriezen mominteel sjen litte.

Yn it besûnder it lêste foarbyld toant dat dit wurk ek tige nijsgjirrich wêze kin foar in tapaste ynfalshoeke. In mear detaillearre ynsjoch yn fitness- korrelaasjes en seleksjiedruk kin kennis opsmite dy't ús yn steat stelt om it ôfnimmen fan de populaasje tsjin te gean. Om de maatregels te beskriuwen dy't dêrfoar needsaaklik binne, haw ik de demografyske gegevens dy't publisearre binne yn de wittenskiplike literatuer, brûkt om de takomst fan de skries yn Nederlân te foarspellen. De útkomst fan dat model jou spitigernôch net folle moed. Yn it bêste gefal en ûnder de bêste betingsten (hege oerlibbing fan de jongen en hege reprodúksje), sil de briedpopulaasje fan de skriezen yn Nederlân miskien yn 2030 likegoed al ûnder de 10 000 briedpearen dûke.

Om de situaasje fan de skries yn Nederlân te ferbetterjen, kinne wy mikke op of ferbettering fan oerlibbingskânsen of fan reprodúksje. Oerlibbing is dreech te feroarjen sjoen de al tige hege jierlikse oerlibbingskânsen fan folwoeksen skriezen. Dêrom woe ik graach foarspelle mei hofolle oft de reprodúksje tanimme moat om de efterútgong fan de populaasje ta stilstân te bringen. Dan docht bliken dat ûnder it bêst mooglike senario, wat wierskynlik te optimistysk tocht is, it reprodúktif súkses ferhege wurde moat nei op syn minst alle jierren 0,85 pykje per briedpear yn Nederlân. De oplossing om de efterútgong ta stilstân te bringen liket yn teory ienfâldich, mar, sa as sa faak, sil de praktyk minder maklik wêze. Der sil mei de eigners fan de hoeken greidelân ûnderhannelen wurde moatte oer har ekonomyske ferwachtingen. Myn konklúzje is dat it kearen fan it efterútgean fan de skriezestân yn Nederlân in ambisjeus en hertferwaarmjend projekt is, mar ûnder de hjoeddeistige kondysjes gjin realistysk doel foarmet. Yn it ljocht fan de hjoeddeistige agraryske ekonomy en polityk falt it te betwiveljen oft wy wol bysteat wêze sille om de maatregels te nimmen dy't needsaaklik binne om de efterútgong fan de skries yn Nederlân tsjin te hâlden of op syn minst stadiger ferrinne te litten. As wy werklik feroaringen wolle, moatte wy de ekonomyske konsekwinsjes dêrfan akseptearje en fluch en flink optrede, foardat it te let is.

---

## Deutsche Zusammenfassung – German Summary

IN DER VORLIEGENDEN ARBEIT haben wir meine Koautoren und ich individuelle Fitness Korrelate in Uferschnepfen (*Limosa limosa*) gesucht, gefunden und diskutiert. Unsere Ergebnisse sind potentiell interessant für Biologen der Evolutionsökologien, gleichzeitig hoffe ich aber, dass unsere Ergebnisse auch im Naturschutz Anwendung Interesse weckenfinden.

Das vorherrschende Thema meiner Arbeit ist in welchem Masse Fitness Korrelate Aufschluss geben können über historische, rezente und sich verändernde Selektionsdrücke, ist das vorherrschende Thema meiner Arbeit. Unsere Umwelt erfährt ständige Veränderungen natürlichen und anthropogenen Ursprungs. Seit der Evolution Erfindung der Landwirtschaft durch den Menschen hat die Rate der Umweltveränderungen zugenommen und im letzten Jahrhundert noch drastisch an Geschwindigkeit und Umfang zugelegt. Wir Menschen haben die meisten, wenn nicht alle, Ökosysteme der Erde massiv und nachhaltig beeinflusst und damit auch die Umwelt aller anderen lebenden Organismen. Solche starken Veränderungen in der Umwelt haben logischerweise Konsequenzen für die Selektionsdrücke die Organismen erfahren und hat. Im Laufe der Zeit hat dies zu Artensterben in bisher ungekannten Ausmassen einer großen Aussterbewelle von Arten geführt.

Nichtsdestotrotz hat eine ganze Reihe von haben einige Arten sich angepasst und lebt leben nun mehr oder weniger erfolgreich in einer anthropogen modifizierten oder oft sogar kreierten erschaffenen Umwelt. Die Wiesenvögel, eine Gruppe von Vogelarten, die landwirtschaftlich genutzte (Feucht)Wiesen bevölkert, gehört zu diesen Kulturfolgern. Dazu gehört auch Ebenso die Uferschnepfe, ein Watvogel der in Wiesen der temperaten Zone Eurasiens brütet und in Feuchtgebieten (meistens Reisfeldern) der Subtropen und Tropen überwintert. Ein Großteil der Uferschnepfenpopulation von Westeuropa brütet in den Niederlanden. Dort, wie auch in den Überwinterungs- und Zuggebieten auf der Iberischen Halbinsel und in Westafrika haben während des letzten Jahrhunderts einschneidende Veränderungen stattgefunden, die zweifelsohne Selektionsdrücke und damit die Fitnesslandschaft für Uferschnepfen verändert haben. Uferschnepfen haben ursprünglich in Niedermooren und Marschen gebrütet. Während der ersten Hälfte des letzten Jahrhunderts jedoch wurden die meisten, beinahe alle, dieser natürlichen Gebiete in landwirtschaftlich nutzbare Flächen umgewandelt. Die Uferschnepfen, ebenso wie andere Wiesenvogelarten, haben erwiesen sich als moderne Kulturfolger erwiesen, pasten sich angepasst an und verlegten die Brutgebiete in Heuwiesen verlegt. Die Bemistung dieser Flächen bewirkte eine Zunahme der Abundanz der Bodenfauna, welche. Diese wiederum ist Hauptbestandteil der Nahrung für Uferschnepfen und anderer Wiesenvögel ist. Von daher war diese Anpassung anfänglich von großem Vorteil und hat leitete ein goldenes Zeitalter der Wiesenvögel eingeleitet: eine Gruppe von häufig vorkommenden Vogelarten, die als Kulturfolger landwirtschaftliche Flächen als Bruthabitat nutzten und deren

Populationsgröße während dieser Zeit deutlich zugenommen hat. Demgegenüber gab es gegen Ab 1960 gab es so gut wie keine Brutvorkommen mehr in Niedermooren. Aufgrund Sicher auch aufgrund ihrer sehr auffälligen Präsenz im Frühjahr und Sommer auf anthropogen genutzten Flächen sind Uferschnepfe, Kiebitz (*Vanellus vanellus*) und Rotschenkel (*Tringa totanus*) als integrativer Bestandteil untrennbar verbunden mit der (Feucht-) Wiesenlandschaft der Norddeutschen Tiefebene und der Grasslandschaft der Niederlande. Wiesenvögel sind gleichermaßen beliebt unter Bauern, Naturliebhabern und Ornithologen, besonders in den Niederlanden, wo die Uferschnepfe als „König der Wiesenvögel“ die Rangliste anführt.

In der Mitte des letzten Jahrhunderts jedoch haben synthetische Mineraldünger, mit der zunehmenden Produktion derer in industriellem Maßstab, ihren Siegeszug in der Landwirtschaft gehalten angetreten und das Bild der Landschaft abermals verändert sich abermals. Die Intensivierung der Landwirtschaft, das Trockenlegen von Feuchtwiesen, hohe Nitritwerte und neue, schnell wachsende Grassarten ermöglichten dem modernen Bauern mehrere Mahdtermine pro Jahr, statt zuvor nur einen. Dies hatte zur Folge, dass auf intensiv bearbeiteten Wiesen, mit Zunahme des Ernteprofits der Ernte, die erste Mahd im Jahr sukzessive früher stattfindet und dass die Artenvielfalt von Insekten und Pflanzen abnimmt. In Folge haben Dies ist den Wiesenvögeln nicht zuträglich. Nest- und Kükenverluste durch mechanische Mahd mit Großfahrzeugen, ein starker Rückgang der Erreichbarkeit und des Vorhandenseins von Nahrung für Küken, eine starke Zunahme von Verlusten durch Prädation durch unzureichende Deckung nach der Mahd, sowie eine Zunahme der Anzahl von Prädatoren und Habitatverluste im allgemeinen haben zu einer rapiden Abnahme der Anzahl brütender Wiesenvögel geführt. Seit Ende der siebziger Jahre hat die Brutpopulation der Uferschnepfe in den Niederlanden jährlich um 5% abgenommen, und trotz der anhaltenden Beliebtheit der Uferschnepfe als König der Wiesen gibt es keinen Grund anzunehmen, dass dieser Rückgang in naher Zukunft nachlassen wird.

Auch in den Überwinterungs- und Zuggebieten hat die Uferschnepfe starke Umweltveränderungen hinnehmen müssen. Seit 1920 verschwanden auf der Iberischen Halbinsel viele natürliche Feuchtgebiete. Auf der anderen Seite wurden auch Ehemals aride Gebiete wurden durch Bewässerungsmaßnahmen in Reisfelder umgewandelt. Uferschnepfen, denen früher die natürlichen Feuchtgebiete als Rastplatz dienten, machen heutzutage beinahe ausschließlich Gebrauch von Reisfeldern und ernähren sich von übrig gebliebenem, bei der Ernte verschüttetem Reis. All diese Veränderungen haben ihren Abdruck in der Naturgeschichte der Uferschnepfe hinterlassen, und diese Arbeit versucht, einige dieser Veränderungen und ihre Wirkung Auswirkungen aufzudecken.

In **Kapitel 2** beschreiben wir das räumliche Verhalten von Uferschnepfen in Relation zu dem Neststandort nach der Ankunft im Brutgebiet in den Niederlanden. Wir zeigen, dass Vögel zuerst an die Stelle des Vorjahresnistplatzes zurückkehren und sich für einige Tage, zum Teil sogar Wochen, in der unmittelbaren Nähe dieser Stelle aufhalten. Uferschnepfen, die später auch wieder denselben Vorjahresnistplatz gebrauchen, bleiben für gewöhnlich in der direkten Umgebung, bis zum Legdatum. Die



(zumeist wenigen) Vögel jedoch, die einen Nestplatzwechsel vornehmen, bewegten sich nach und nach von dem alten Platz weg, hin zu dem neuen Nistplatz. Dieses Verhalten suggeriert, dass im aktuellen Jahr erst der alte Nestplatz inspiziert wird und erst danach potentielle neue Nestplätze inspiziert werden. Dieses Ergebnis ist neu insofern, als dass zuvor angenommen wurde, die Wahl eines (neuen) Nistplatzes wird aufgrund von Erfahrungen am alten Nistplatz des Vogels im Vorjahr getroffen. Unsere Arbeit zeigt jedoch, dass die Entscheidung, wo anders zu brüten, und dass die Erkundung möglicher neuer Nistplätze auch im aktuellen Jahr stattfinden können. Die Ergebnisse zeigen auch, dass Territorien relativ kurz nach der Ankunft im Brutgebiet etabliert werden, und dass die Vögel sich bis zum Legedatum häufig in der direkten Umgebung des Nests aufhalten. Ferner stellen wir in Kapitel 2 den Workumerwaard, das Hauptuntersuchungsgebiet vor.

In **Box B** zeige ich, dass ein frühes Legdatum positiv ist, sogar wenn Uferschnepfen in einem Gebiet brüten, wo in welchem (in Bezug zum Umland) relativ spät gemäht wird. In Kapitel 3 haben wir diese Fragestellung erweitert und wir zeigen, dass der Nachteil von spätem Brüten seit 1976 bis heute stärker geworden ist. Sehr wahrscheinlich geschieht dies aufgrund anthropogener Veränderungen der Umwelt. Wir zeigen, dass Uferschnepfen heutzutage mehr in frühe Gelege investieren, als noch vor 30 Jahren, vor allem in den Jahren, in denen der vorhergehende Winter relativ warm war. Ferner zeigen unsere Ergebnisse, dass Eivolumen, Kükengewicht kurz nach der Schlupf und der Legezeitpunkt die Mortalität der Küken beeinflussen und damit entscheidende Fitness Korrelate sind.

In **Kapitel 4** quantifizieren wir den Sexuellen Dimorphismus in Brutkleid und Körpergröße und -gewicht, und wir folgern, dass einige Brutkleid- Ornamente wahrscheinlich sexuell selektierte Merkmale sind. Zudem evaluieren wir die molekulare Geschlechtsbestimmung der Uferschnepfen in diesem Kapitel neu. Wir schlagen eine Lösung vor, um ein bekanntes, häufig vorkommendes aber genauso häufig übersehenes Problem der molekularen Geschlechtsbestimmung zu beheben. In Kapitel 4 führen wir die Idee ein, dass genetische Variation auf dem CHD1-Z Gen in Uferschnepfen mit Fitness Korrelaten variiert und dass dies möglicherweise Hinweise auf eine genetische Grundlage der Variation im Brutkleid hinweist.

In **Kapitel 5** gebrauchen wir die im vorherigen Kapitel definierten Brutkleid-Merkmale und untersuchen ihre Korrelation mit Reproduktionserfolg und Eivolumen in Uferschnepfenpopulationen im Workumerwaard. Wir finden eine Korrelation, jedoch eine Unerwartete: Weniger bunte Männchen sind mit Weibchen, die größere Eier legen und damit Küken schlüpfen, die höhere Überlebenschancen haben, gepaart, und haben damit einen Vorteil gegenüber auffällig gefärbten Männchen. Dies führt zu der spekulativen Hypothese, dass blasse Männchen selektiert einen Selektionsvorteil haben werden. Um diese zu prüfen, haben wir die Gefiederfärbung von Uferschnepfenbälgen aus Museen untersucht. In der Tat sind Bälge von 1840 bunter als Vögel heutzutage, und die Gefiederfärbung von Männchen, aber nicht die von Weibchen ist in den Jahren weniger auffällig geworden. Heutzutage ähneln Männchen den Weibchen mehr als noch von 164 Jahren, - der sexuelle Dimorphismus hat abgenommen. Wir

spekulieren, dass durch die Intensivierung des Landbaus der Wettbewerb um Territorien zwischen Männchen abgenommen hat, welches die Selektion für bunte Männchen entspannt hat und gleichzeitig weniger bunten Männchen einen Vorteil hattenbietet.

In **Kapitel 6** vertiefen wir unsere Spekulationen, indem wir eine Unterart, die Isländische Uferschnepfe (*Limosa limosa islandica*), untersuchen. In Island brüten Uferschnepfen in, relativ zu den Niederlanden, in natürlichen Gebieten, und es herrscht ein vermutlich starker Wettbewerb um gute Territorien. Deshalb vermuten wir, dass auf Island bunte Männchen besser sind, - entgegengesetzt zu dem Ergebnis, das wir in den Niederlanden gefunden haben. In der Tat können wir zeigen, dass auf Island buntere Männchen mit Weibchen gepaart sind, die größere Eier legen.

In **Kapitel 7** zeigen wir, dass dieser Vorteil möglicherweise über die Nestdichte operiert: Vögel, die weniger bunt sind, brüten in höheren Dichtentheiten als auffällig bunte Vögel. Größere Dichtentheiten führen zu einem höheren Bruterfolg, weil Nester durch mehr Vögel gegen Prädatoren verteidigt werden können.

In **Kapitel 8** wiederholen und erweitern wir die Untersuchung aus Kapitel 4. Wir testen eine größere Anzahl Uferschnepfen aus Brutgebieten unterschiedlicher Qualität auf Kovariation von Fitness Korrelaten mit dem Auftreten des Z\* Markers auf dem CHD1-Z Gen. Zusätzlich finden wir diesen Marker nur in Vögeln, die in Brutgebieten hoher Qualität brüten, jedoch nicht in Vögeln aus anderen Gebieten. Außerdem zeigen wir, dass dieser Polymorphismus nicht eine neue Mutation ist, da wir ihn in einem Museumsbalg von 1929 nachweisen konnten.

In **Box C** beschreiben wir die Resultate eines Experiments an Uferschnepfen in Gefangenschaft, während der Vorjahrsrast auf der Iberischen Halbinsel: Uferschnepfen, denen Reis gefüttert wurde, legten weniger an Gewicht zu, mauserten jedoch in ein bunteres Brutkleid als Uferschnepfen, denen Fliegenlarven gefüttert wurden.

In **Kapitel 9** haben wir versucht, mittels einer Analyse von stabilen Isotopen, verschiedene Zugstrategien aufzudecken. Wir haben Isotopsignaturen von Brutfedern, die während der Rast auf der Iberischen Halbinsel produziert wurden, in Relation zu Fitness Korrelaten untersucht. Wir finden Korrelationen zwischen der Ankunft der Weibchen im Brutgebiet, Gewicht der Weibchen, Eivolumen und Isotopensignatur, jedoch können wir über die Art der Diät und den geographischen Standort, wo an denen die Nährstoffe, aus denen die Federn entstanden sind, aufgenommen wurden, keine klare Aussage treffen, da die Isotopensignaturen verschiedener Diäten von verschiedenen Orten nicht deutlich voneinander zu unterscheiden waren.

In **Kapitel 10**, diskutiere ich unsere Ergebnisse und versuche, ein übergreifendes Bild zu erstellen. Ich präsentiere vorläufige Ergebnisse, die zeigen, dass das Brutgefieder, dessen Farbe auf Melanin beruht, in Uferschnepfen mit genetischer Variation auf einem Gen (POMC Gen) variiert, welches wiederum (über pleiotropische Effekte) mit aggressivem Verhalten, Gewichtszunahme und Hormontitern kovariiert. Ich spekuliere, dass ein derartiges Zusammenspiel zwischen Aggressivität und Brutkleidfärbung die Abnahme des sexuellen Dimorphismus (Kapitel 5), die Korrelation von

Dichtheit und Brutkleidfärbung (Kapitel 6) und die widersprüchlichen Ergebnisse aus Box D erklären kann.

Bezüglich der life-history Merkmale schlage ich vor, dass Uferschnepfen sich verhalten, wie wir es von der Theorie erwarten würden. Sie maximieren die Erwachsenenüberlebenswahrscheinlichkeit der Adulten, indem sie in „schlechten“ Jahren weniger oder gar nichts in Reproduktion investieren. Auf diese Weise können langlebige Organismen ihre Fitness maximieren, Fortpflanzung wird nur in guten Jahren riskiert, wo man selber wenige Risiken (qua Überlebenswahrscheinlichkeit) eingehen muss. Das bedeutet, dass in schlechten Jahren quasi auf das nächste, gute Jahr gewettet wird. Wenn jedoch, wie im Falle der Klimaerwärmung, Veränderungen über die Jahre nicht zufällig, sondern gerichtet sind, dann wird die bessere Zukunft nicht kommeneintreten. So eine Strategie führt zu einer nicht ausreichenden Reproduktion, und hat letztlich, wie im Falle der Uferschnepfe, direkte negative Konsequenzen auf für die Populationsdynamik.

Gerade dieses letzte Beispiel zeigt, dass meine Arbeit auch von einer angewandten Seite her interessant ist. Ein besseres, detailliertes Wissen über Fitness Korrelate und Selektionsdrücke ist hilfreich, wenn wir den Populationsrückgang stoppen aufhalten wollen. Um diesen zu quantifizieren, gebrauche ich ein mathematisches Populationsmodell um die demografische Parameter, die notwendig sind, den Populationsrückgang aufzuhalten zu stoppen, zu berechnen. Die Vorhersagen aus diesem Modell sind mehr als enttäuschend. Unter den besten Voraussetzungen wird die Niederländische Uferschnepfenpopulation bereits 2030 weniger als 10 000 Brutpaare betragen. Um dies zu verhindern, können wir entweder versuchen, die Mortalitätsrate zu verkleinern verringern oder die Brutproduktivität zu erhöhen. Ersteres ist schwierig zu verändern, da erwachsene Uferschnepfen bereits eine sehr lange Lebenserwartung haben. Deshalb will ich mit meinem Modell vorhersagen, um wie viel die jährliche Produktion für eine selbsterhaltende Population erhöht werden müsste. Mein Modell zeigt, dass unter den besten (sehr wahrscheinlich sehr optimistischen) Annahmen, welche sehr wahrscheinlich optimistisch sind, jedes Uferschnepfenbrutpaar in den Niederlanden jedes Jahr mindestens 0.85 flügge Jungtiere produzieren muss. Dies ist ein sehr hoher Wert, vor allem als nationaler (auf die Niederlande bezogener) Durchschnittswert.

Den Populationsrückgang zu stoppen ist klingt schlicht einfach in der Theorie, in der Praxis jedoch wird die Realisation Umsetzung schwierig, da Landbesitzer und Bauern Ansprüche und ökonomische Erwartungen haben, die nur schwierig, wenn überhaupt, damit in Einklang zu bringen sind. Daraus folgt, dass den Populationsrückgang der Uferschnepfe stoppen aufhalten zu wollen, unter den gegebenen Umständen ein hehres, jedoch auch sehr ambitioniertes, wenn nicht sogar fast unrealistisches Ziel ist. Um es notwendigerweise trotzdem zu erreichen, müssen wir nicht nur schnell und entschieden handeln, sondern auch gegebenenfalls unangenehme ökonomische Konsequenzen akzeptieren.

---

## Nederlandse samenvatting – Dutch summary

IN DIT WERK zoeken en bespreken we fitness correlaties in de grutto. (*Limosa l. limosa*). Ik en mijn collega's bestuderen patronen die voor de meeste integratieve evolutionair ecologen interessant kunnen zijn. Onze wereld verandert voortdurend, momenteel met grote snelheid, waardoor leefomgevingen drastisch kunnen veranderen binnen slechts enkele tientallen jaren. De mens heeft vrijwel alle ecologische zones en soorten habitat die door andere organismen op deze wereld bewoond worden beïnvloed en veranderd. Nogal wat soorten hebben zichzelf erop toegelegd om te leven van en zich voort te planten in door mensen gecreëerde landschappen. Een kleine selectie hiervan bestaat uit de weidevogels; onder hen de grutto. Omgevingsveranderingen kunnen verschillen in selectiedruk veroorzaken, en zowel de broed- als de overwinteringsgebieden van grutto's zijn de laatste twee eeuwen sterk veranderd.

In Nederland broedden grutto's oorspronkelijk in moerassen en veengebieden. Gedurende de eerste helft van de laatste eeuw werden veel van deze gebieden omgevormd voor agrarische doeleinden. Grutto's, net als andere weidevogelsoorten pasten zich aan en begonnen te broeden op gecultiveerd land. In eerste instantie was dit voordelig, en een sterke populatiegroei initieerde de 'gouden eeuw' van de weidevogels – vogels die door mensen gemaakt grasland gebruikten. Weidevogels werden al gauw erg populair bij zowel boeren, natuurliefhebbers en vogelaars. Ze raakten onafscheidelijk verbonden met de Nederlandse agrarische gebieden, waar de grutto het meest populair werd als de "Koning der weidevogels". Rond 1960 werden grutto's vooral aangetroffen in grasland en nauwelijks nog in moerassen en veengebieden.

Na de uitvinding van kunstmest trad echter een tweede verandering van het landschap op. Intensivering van de landbouw, in het bijzonder water drainage, hoge stikstofgiften en nieuwe, snelgroeiende plantensoorten, stonden meer dan één oogst, met toenemende opbrengst, per jaar toe. Dit leidde tot vroeger maaien op het nu intensief beheerde agrarische grasland, met een lage planten- en insectendiversiteit. Dit was geen gunstige ontwikkeling voor weidevogels: legselverlies door agrarische mechanische activiteiten, onvoldoende voedselbeschikbaarheid voor kuikens, toegenomen predatie door verminderde dekking na maaien, en algemeen habitatverlies leidden tot een snelle afname van broedende weidevogels. Sinds het einde van de jaren zeventig is de populatie grutto's met 5% per jaar afgenomen, en ondanks de onveranderde populariteit die de grutto als koning der weidevogels heeft is er geen reden om aan te nemen dat dit proces snel zal stoppen.

De grutto ondervond ook een drastische verandering buiten het broedgebied, op de lente-verzamergebieden. Sinds 1920 zijn vele natuurlijke natte gebieden op het Iberisch schiereiland uitgedroogd en tegelijkertijd is voormalig droog land omgevormd tot rijstplantages. Historisch verzamelden grutto's in natuurlijke zoetwatergebieden en in sterk contrast hiermee foerageren ze tegenwoordig tijdens de voorjaars stopover voornamelijk van gemorste en soms verbrande rijstkorrels in grote rijstvelden.

Samenvattend; grutto's hebben veel veranderingen in hun leefgebieden meegeemaakt, over hun gehele geografische verspreidingsgebied. Daarom is het interessant om fitness correlaties en hun relatie met veranderende selectiedruk te bestuderen, en hun relatie met veranderende selectiedruk.

In **hoofdstuk twee** beschrijven we het gedrag van grutto's nadat ze aan het einde van de winter aankomen op hun broedgebieden in Nederland. We laten zien dat de vogels terugkeren naar hun broedplek van het vorige jaar en voor een periode van enkele dagen tot een paar weken in de nabijheid van die locatie verblijven. Vogels die later op hun oude nestplaats broeden blijven voor enkele weken dichtbij, terwijl vogels die uiteindelijk ergens anders gaan broeden, langzaam maar zeker verder weg trekken, wat een soort verkennings gedrag suggereert. Dit is een nieuw inzicht, want eerder werd gedacht dat de meeste vogels de toekomstige kwaliteit inschatten met behulp van reproductief succes van hun broedplaats in het voorgaande broedseizoen, en beslissingen over waar in de toekomst te broeden baseren op deze informatie. We laten tevens zien dat territoria gevormd kort na aankomst gevormd worden en dat vogels het grootste deel van hun tijd doorbrengen in een zeer klein gebied dicht bij hun toekomstige nestplek. Dit heeft consequenties voor, bijvoorbeeld de rol van exacte ruimtelijke verdeling van parameters die habitatkwaliteit bepalen. In dit hoofdstuk introduceren we tevens het kern-studiegebied, de Workumerwaard.

In **box B** laten we zien dat vroeg leggen voordelig kan zijn voor grutto's, zelfs wanneer ze broeden in een natuurreservaat met een regime van laat maaien. In **hoofdstuk drie** laten we zien dat kosten van laat broeden over de laatste drie eeuwen decennia zijn toegenomen, hoogstwaarschijnlijk door menselijke invloed. Verrassend genoeg vinden we geen verandering van legdatum. We laten zien dat grutto's tegenwoordig meer investeren in vroege legsels, in het bijzonder in jaren met een voorgaande warme winter, meer dan ze 30 jaar geleden zouden doen. Tevens tonen we aan dat volume van het ei, kuikengewicht en timing van broeden kuikenoverleving bepalen en dus cruciaal zijn voor recruteringsratio's.

In **hoofdstuk vier** kwantificeren we sexueel dimorfisme van verenkleed en lichaamsafmetingen, en we leiden af dat sommige verenkleed eigenschappen onder sexuele selectie staan. Daarnaast herevalueren we moleculaire sexing methodes en stellen een oplossing voor een veelvoorkomende moleculaire sexing fout. We introduceren hier voor het eerst dat variatie op het CHD1-Z allel kan covariëren met fitness correlaties in de grutto, wat suggereert dat er een genetische basis kan zijn voor verschillende fenotypes van het verenkleed.

In **hoofdstuk vijf** gebruiken we de in het voorgaande gedefinieerde verenkleed scores en onderzoeken of ze gecorreleerd zijn aan reproductief succes in onze tegenwoordige grutto broedpopulatie. We vinden uit dat ze gecorreleerd zijn, maar op een geheel onverwachte manier: blekere mannetjes zijn beter. Dit leidt ons tot de hypothese dat bleke mannetjes in het voordeel moeten zijn bij selectie. En inderdaad blijkt dat mannetjes grutto's van het nominale ras over de laatste 164 jaar bleker geworden zijn, wat ertoe geleid heeft dat het sexuele dimorfisme afgenomen is. Tegenwoordig zijn mannetjes die er meer uitzien als wijfjes succesvoller dan kleurrijke mannetjes. We

suggereren dat verminderde competitie om territoria geleid kan hebben tot een verminderde selectiedruk voor felgekleurde mannetjes en dat dit minder gekleurde mannetjes bevoordeeld kan hebben.

In **hoofdstuk zes** verrichten we een vergelijkbare analyse als in hoofdstuk vijf, echter voor grutto's van de IJslandse ondersoort, die een andere geschiedenis hebben. In deze soort neemt de populatiegrootte momenteel toe en competitie voor nestplaatsen op broedgebieden van hoge kwaliteit is vermoedelijk hoog, wat hypothetisch gezien zou moeten leiden tot een positieve relatie tussen mannelijke verenkleed ornamentatie en broedsucces. We demonstreren dat meer geornamenteerde mannetjes inderdaad gepaard zijn met wijfjes die meer investeren in reproductie dan minder geornamenteerde mannetjes.

In **hoofdstuk zeven** laten we zien dat broeden in hoge dichtheden voordelig kan zijn, en we speculeren we over de mogelijkheid dat een kleurrijk verenkleed grutto's zou kunnen verhinderen om in hoge dichtheden te broeden.

In hoofdstuk acht herhalen we de oefening van hoofdstuk vier en testen een groter deel van de populatie voor covariatie van de intron variatie van CHD1-Z met fitnesscorrelaties. Hieruit blijkt dat grutto verenkleed inderdaad een genetische basis heeft. We demonstreren dat deze marker aanwezig is vogels van hoge kwaliteit die broeden in broedgebieden van hoge kwaliteit. Verder is er bewijs voor populatiestructuur in relatie tot broedgebied kwaliteit, omdat vogels met de hoge kwaliteit genetische marker alleen aangetroffen worden in hoge kwaliteit broedgebied, maar nooit erbuiten. We vinden ook dat dit polymorfisme geen recente mutatie is, aangezien het al aanwezig was in een grutto die stierf in 1929 en eindigde in het Deens nationaal natuurhistorisch museum in Kopenhagen.

In **box C** beschrijven we de resultaten van een experiment op grutto's in gevangenschap tijdens de voorjaarstrek. Grutto's die gevoerd werden met rijst hadden een kleinere gewichtstoename maar ontwikkelden een meer kleurvol broedkleed dan grutto's gevoerd met vliegenlarven.

In **hoofdstuk negen** proberen we verschillende foerageer- en stagingstrategieën te ontrafelen. We koppelen isotoop signaturen van broedveren aangemaakt op de voorjaars staging verzamelgebieden aan fitness correlaties. We vinden een relatie tussen aankomst van wijfjes in het broedgebied, lichaamsgewicht en isotoop signatuur, en ook van eivolume en isotoopsignatuur, maar we kunnen geen duidelijke uitspraak doen over de aanwezigheid van een koppeling met een bepaalde locatie, of een bepaalde soort voedsel, voornamelijk omdat isotoopsignaturen van verschillende voedselsoorten van verschillende locaties niet duidelijk van elkaar te onderscheiden zijn.

In **hoofdstuk tien** probeer ik onze bevindingen te met elkaar te integreren. Ik presenteer voorlopige resultaten van genetische covariatie van door melanine veroorzaakte verenkleed ornamentatie in grutto's met microsatelliet variatie op een bepaald gen (POMC). Dit gen is ook gekoppeld aan andere eigenschappen, zoals agressief gedrag, lichaamsgewichtstoename en hormoon concentraties. Ik speculeer dat deze koppeling de afname in seksueel verenkleed dimorfisme kan verklaren, als verenkleed ornamentatie covarieert met het niveau van agressiviteit van de drager, en zijn

vermogen om in hoge of lage dichtheden te broeden. Dit zou ook als verklaring kunnen dienen voor de ogenschijnlijk tegenstrijdige bevindingen van box C.

Wat betreft life history eigenschappen suggereer ik dat grutto's zich gedragen zoals de theorie voorspelt voor langlevende vogels: ze maximaliseren levensfitness door volwassen overleving te maximaliseren, en niet jaarlijkse reproductieve productie. In een slecht jaar zullen grutto's waarschijnlijk afzien van broeden en reproductie uitstellen tot een beter, toekomstig, jaar. De huidige jaarlijkse fluctuaties zijn echter directioneel en niet stochastisch: maaien vindt steeds vroeger plaats, en ook klimaatverandering gaat steeds verder. In zo'n geval kan deze voorzichtige strategie slecht uitpakken voor vogels die investering in huidige reproductie inruilen voor overleving, omdat die betere toekomst misschien nooit komt. Dit betekent dat reproductie niet hoog genoeg is om voor sterfte te kunnen compenseren, wat de sterke populatieachteruitgang kan veroorzaken die de Nederlandse grutto's momenteel vertonen.

In het bijzonder dit laatste voorbeeld laat zien dat dit werk ook erg interessant kan zijn vanuit een toegepaste invalshoek. Een meer gedetailleerd inzicht in fitness correlaties en selectiedruk kan ons kennis opleveren die ons in staat stelt om de hefbomen te plaatsen die de populatieafname kunnen stoppen. Om de benodigde maatregelen te beschrijven heb ik demografische gegevens, gepubliceerd in wetenschappelijke literatuur, gebruikt om de toekomst van de grutto in Nederland te voorspellen. De uitkomst van dit model is helaas redelijk somber. Onder de beste mogelijke voorwaarden (hoge volwassen overleving en hoge reproductie) zal de Nederlandse broedpopulatie van grutto's mogelijk al in 2030 onder de 10 000 broedparen duiken.

Om de situatie van de grutto in Nederland te verbeteren kunnen we mikken op ofwel verbetering van de overlevingskansen ofwel van de reproductie. Overleving is lastig te veranderen, gezien de al erg hoge jaarlijkse overlevingskans van grutto's. Daarom wilde ik voorspellen hoeveel de reproductie moet verbeteren om de populatie achteruitgang tot stand te brengen. Dan blijkt dat onder het best mogelijke scenario, wat waarschijnlijk redelijk optimistisch is, het reproductieve succes per paar verhoogd moet worden naar ten minste 0,85 jong per grutto paar broedend in Nederland voor elk jaar. De oplossing om de achteruitgang tot staan te brengen lijkt eenvoudig in theorie, maar zoals zo vaak zal de praktijk weerbarstiger zijn. Er zal onderhandeld moeten worden wat betreft de economische verwachtingen van de eigenaren van de graslanden. Mijn conclusie is dat het stoppen van de populatie achteruitgang van de Nederlandse grutto een erg ambitieus en hartverwarmend doel is; echter onder de huidige condities is het geen realistisch doel. Bezien in het licht van de eisen van de huidige agrarische economie en politiek valt het te betwijfelen of we in staat zullen zijn om de maatregelen te nemen die noodzakelijk zijn om de achteruitgang van de grutto in Nederland te stoppen of op zijn minst te vertragen. Als we verandering willen moeten we de economische consequenties aanvaarden en snel en krachtadig optreden, voordat het te laat is.





